

Effects of Enhanced Ultraviolet-B Radiation on Plants

Hak Yoon Kim · Moon Soo Cho*¹

Institute of Agricultural Science & Technology, Kyungpook National University, Daegu 702-701, Korea

**¹Department of Horticulture, Taegu University, Kyongbook 712-714, Korea*

Abstract

The depletion of stratospheric ozone is regarded as a major environmental threat to plant growth and ecosystem. The ozone depletion has caused plants to be exposed to an increased penetration of solar ultraviolet-B (UV-B) radiation in the 280-320 nm wavelength range. Enhanced UV-B radiation may have influence on plant's biological functions in many aspects including inhibition of photosynthesis, DNA damage, lipid peroxidation, changes in morphology, phenology, and biomass accumulation. To cope with the damage by UV radiation, plants have evolved to have protective mechanisms, such as photorepair, accumulation of UV-absorbing compounds, leaf thickening and activation of anti-oxidative enzymes. The objective of this review is to address the effects of enhanced UV-B on plant growth, UV-B action mechanisms and protection mechanisms in plants.

Key words: UV-B, UV-B action mechanisms, protection mechanisms

*Corresponding author

서론

산업혁명 이후 인류문명의 급속한 발달로 인하여 다양한 형태의 오염물질이 대기 중에 배출되고 그로 인해 국경을 초월한 지구 규모의 환경문제가 속출하고 있다. 당면한 지구 규모의 환경문제로는 오존층 파괴에 의한 자외선 증가, 지구온난화, 산성비, 열대림 파괴 및 사막화, 생물 종의 감소 등이 있으며 특히 오존층 파괴에 의한 자외선 증가는 인류 역사상 가장 심각한 피해를 줄 것으로 예측되고 있다.

대기중의 오존은 성층권에 약 90%, 대류권에 약 10% 정도 분포되어 있다. 지표면에서 성층권 상층부까지 넓고 얇게 분포되어 있는 오존의 전량을 표준 대기상태(0°C, 1기압)로 압축하면 두께가 약 3 mm밖에 되지 않는다. 그러나 이 3 mm의 오존이 지구에 있어서 중요한 두 가지의 역할을 한다. 첫째 태양으로부터 나오는 유해한 자외선을 흡수하여 지구상의 생물을 자외선으로부터 안전하게 지켜 주며, 둘째 오존에 흡수된 자외선은 열에너지로 변환되어 성층권을 형성하는 열원으로서의 역할을 하여 생물이 적응하며 생존하고 있는 현재의 기후를 유지시켜 주고 있다.

태양광선에는 적외선과 가시광선 외에도 400 nm 이

하의 자외선이 포함되어 있으며 400 nm에서 320 nm까지를 UV-A, 320 nm에서 280 nm까지를 UV-B, 280 nm에서 200 nm까지를 UV-C, 200 nm 이하를 vacuum UV라 한다. 파장이 짧을수록 생물에 미치는 영향은 크다.

태양광선 중 UV-C는 오존뿐만 아니라 산소 등의 대기성분에 의해 대부분 흡수되므로 오존층 파괴와 관계없이 지상에 도달되지 않고, 비교적 파장이 큰 UV-A는 오존층에 흡수되지 않고 직접 지상에 도달한다. 그러나 UV-B는 광·생물학적 효과가 크며 주로 오존에 의해서만 흡수되는데 오존층 파괴로 인해 지구에 직접 도달하게 되므로 심각한 환경문제가 되고 있다.

오존층 파괴에 의한 UV-B 증가는 생물에 많은 영향을 미친다. UV-B의 생물에 미치는 영향은 Caldwell (1971)에 의해 제시된 UV-B의 생물학적 영향량(UV-B_{BE}: Biologically effective UV-B)으로 나타낸다. 우리가 살고 있는 중위도지역 상공의 오존층이 1% 감소하면 UV-B_{BE}량은 2% 정도 증가하게 되며 이는 백인 종에 있어서 피부암 발병율을 약 5% 증가시키는 것으로 보고되어 있다.

오존층 파괴에 의한 자외선 증가는 지구상의 생물에 큰 영향을 미치며 오존층 파괴의 주된 가스인 프레온

(CFCs: Chlorofluorocarbons)은 성층권에 도달하기까지 5~10년 정도 걸리며 프레온가스의 염소원자(Cl) 하나가 70~100년간 성층권에 머물면서 약 10,000개의 오존을 연쇄적으로 파괴하기 때문에 지금까지 배출된 프레온가스로 인한 오존층 파괴는 앞으로도 계속되어 질 것으로 예상된다.

미국, 일본 및 일부 유럽 국가에서는 10여년 전부터 오존층 파괴에 의한 자외선 증가의 심각성을 인식하고 장차 인류에 미칠 영향에 대하여 다방면에 걸친 연구를 수행하고 있다. 특히 인간이나 동물에 미칠 영향뿐만 아니라 생태계 및 인류의 생존과 직결된 안정된 식량 확보에 미칠 영향과 그 대책에 대하여 많은 투자와 연구를 수행하고 있다. 그러나 우리 나라의 경우 오존층 파괴에 의한 자외선 증가가 미칠 영향에 대한 연구는 거의 이루어지고 있지 않다. 여기에서는 오존층 파괴로 인한 자외선 증가가 식물에 어떠한 영향을 미치며 또 식물은 어떻게 대처하는 가에 대하여 설명하고자 한다.

본 론

1. 생체물질과 UV-B의 반응

광에 의한 영향은 먼저 생체물질에 의한 광의 흡수에서부터 시작된다. 흡수되는 광의 파장은 물질에 따라 다르나, 유전자인 핵산은 260 nm 부근에, 생체기능의 제어와 세포구조의 구축에 관계하는 단백질은 280 nm 부근에, 그리고 생장과 형태형성을 조절하는 식물 호르몬과 산화환원물질들의 대부분도 자외선 영역에서 최대흡수를 나타낸다(Fig. 1). 생체물질이 자외선을 흡수하면 손상을 입기도 하고 때로는 파괴되기도 한다. UV-B의 파장영역에는 이런 물질들의 흡수가 일부 또는 상당부분이 포함되어 있기 때문에 UV-B 증가는 생체 물질을 손상시켜 피해를 일으키는 것으로 추측된다.

DNA는 생물의 존재와 생체기능에 관한 정보를 담당하고 있으며 만약 DNA에 손상이 일어나면 그 생물은 생리기능의 장애를 받아 정상적인 생육이 되지 않고 경우에 따라서 생존조차 불가능하게 된다. DNA가 자외선 조사를 받으면 cyclobutane pyrimidine dimer 및 pyrimidine(6-4) pyrimidinone dimer가 생성된다(Fig. 2). 이러한 DNA 손상산물이 생성되면 DNA 복제시 정상적인 염기결합을 방해하여 돌연변이, 악성형

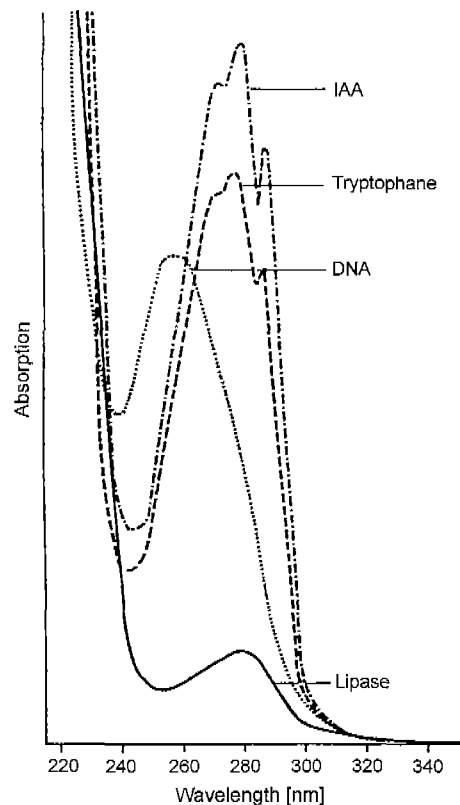


Fig. 1. Absorption spectra for some biologically important substances in the UV range.

질변이, 세포사 등의 장애를 주게 된다(Britt, 1999). 최근 UV-B 장애의 새로운 형태인 Dewar isomer가 동정되었으며 이것은 비교적 장파장(313~320 nm)에 의해 생성되는 것으로 나타났다. UV-B 조사에 의한 식물의 DNA 손상산물이 확인되면서 이것의 단크론성 항체가 만들어져 DNA 손상 여부를 간단히 측정할 수 있게 되었다(Hammers et al., 2000).

단백질과 자외선과의 반응은 histidine, cystine, cysteine, phenylalanine, tyrosine, tryptophan 등의 아미노산에서 일어난다(Grossweiner and Smith, 1989). Cysteine의 S-S기는 자외선에 의해 반응성의 SH기로 환원된다. S원자의 공유결합은 단백질 구조에 중요한 역할을 하므로 자외선은 단백질의 구조와 기능에 큰 영향을 미친다. 또한 S-S기는 tryptophan의 에너지 전달에 의해서도 환원되며, 자외선에 의해 직접 또는 phenylalanine이나 tyrosine 등의 아미노산의 에너지 전달에 의해 활성화되고, 최종 생성물로서 N-formyl-

오존층 파괴에 의한 자외선 증가가 식물에 미치는 영향

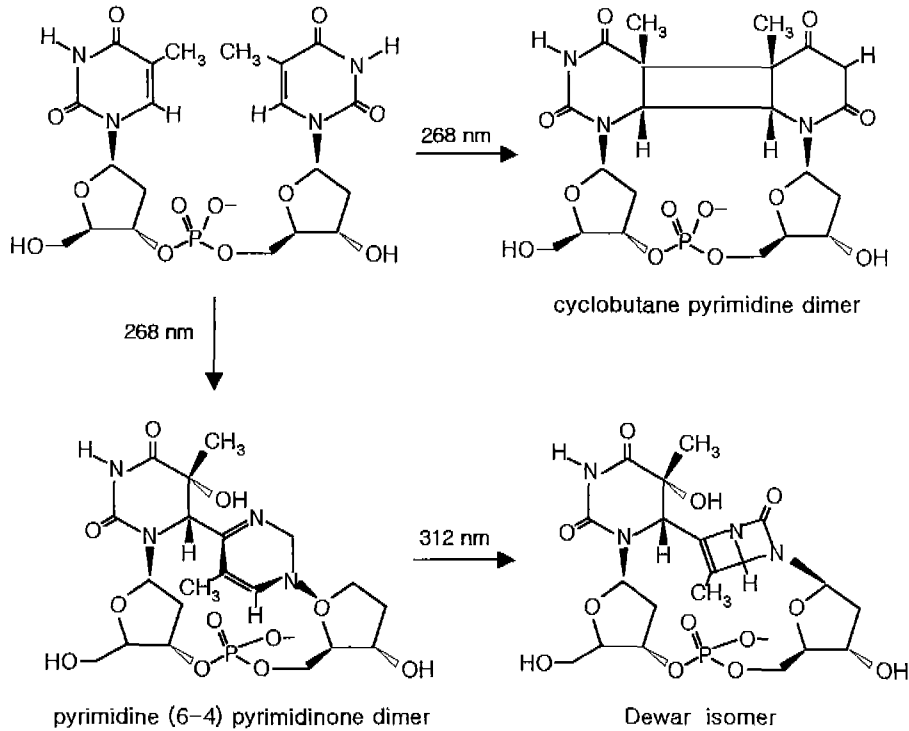


Fig. 2. Formation of cyclobutane primidine dimer, pyrimidine (6-4) pyrimidinone dimer and Dewar isomer by UV irradiation.

kynurenine이 생성된다. 이와 같은 광생성물이 자외선을 흡수하면 핵산과 반응하여 세포에 장애를 주거나 기능을 교란시킨다(Reubsat et al., 1998).

식물의 성장이나 형태형성에는 호르몬이 관여하고 있다. 특히 잎의 성장이나 엽록소의 합성 등은 cytokinin, 신장생장은 gibberelline, auxin, abscisic acid 등에 의해 제어되고 있다. 이들 호르몬은 모두 자외선 영역에서 최대 흡수를 갖기 때문에 UV-B 증가에 의해 분해 또는 산화 등의 불활성화가 일어난다. Indol-3-acetic acid(IAA)는 UV-B 조사에 의해 산화되며 IAA의 산화와 식물의 수직성장 저해와는 깊은 관련이 있는 것으로 보고되어 있다(Ros, 1990).

생체막의 주요 성분인 phospholipid와 glycolipid는 불포화 지방산을 포함하고 있다. 불포화 지방산은 UV-B를 흡수해 지질 과산화산물을 생성한다(Kim, 1996). 또한 UV-B 조사에 의해 활성산소의 생성이 촉진되며, 활성산소의 하나인 1중항산소(1O_2)는 cholesterol과 반응하여 과산화산물을 생성하고, 이러한 과산화산물은 생체막의 지방산을 연쇄적으로 파괴한다(Vega and

Pizarro, 2000).

2. 식물에 대한 UV-B의 영향

UV-B 증가에 의한 식물의 피해는 종에 따라 다양하게 나타난다. 생장이 현저히 저해되는 종도 있으며 거의 피해가 없는 종도 있다. 전반적으로 쌍자엽식물이 단자엽식물보다 UV-B에 대한 감수성이 높으며, 광엽식물이 화본과식물보다 UV-B에 대한 감수성이 높은 것으로 나타난다.

UV-B의 증가는 감수성 식물에 있어서 잎의 가지장해(황백화 현상: chlorosis)를 일으킨다(Fig. 3). 잎의 황백화현상은 UV-B에 의한 엽록소 생합성 저해나 엽록소 분해의 촉진 중의 한 요인에 의한 것으로 사료되나, UV-B에 의한 가지장해의 정확한 메커니즘에 대해서는 아직 알려져 있지 않다.

식물의 기관 중에서 환경스트레스에 대해 감수성이 가장 높은 것은 잎이다. 다른 환경스트레스와 같이 UV-B 증가는 식물의 엽면적을 감소시킨다(Fig. 3). 인공기상실에서 수행한 UV-B 실험에서 70여종의 식물중

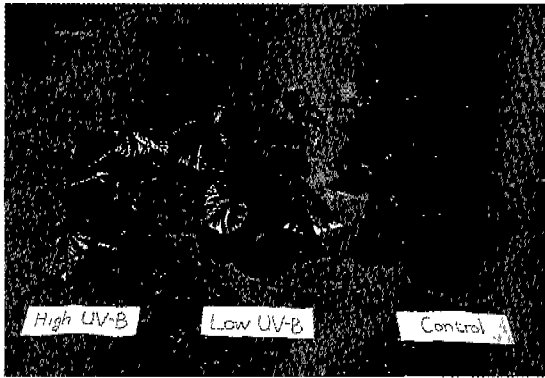


Fig. 3. Injury symptoms of cucumber plants as affected by enhanced UV-B irradiation. (Control, $0.03 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$; Low UV-B, $6.43 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$; and High UV-B, $11.30 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$)

약 60% 이상의 식물이 엽면적 감소를 보였다(Biggs and Kossuth, 1978). 특히 콩, 옥수수, 수박, 오이 등에서 큰 감소를 보였으며, 감수성이 높은 식물은 약 60~70%의 엽면적 감소를 나타내었다.

많은 식물 중에서 UV-B에 의해 엽면적 감소와 동시에 잎 두께의 증가를 보인다(Kim et al., 1996a; Phoenix et al., 2001). 이러한 현상은 UV-B에 대한 식물의 적응반응으로 사료되며, 잎이 두꺼워짐에 따라 표피세포 밑의 세포층에 UV-B 도달량을 줄여서 정상적인 세포의 역할을 영위할 수 있도록 해준다. 그러나 잎 두께의 증가가 UV-B 장애의 결과로 나타나는 것인지 UV-B에 대한 적응반응인지 정확히 밝혀져 있지 않다.

일반적으로 UV-B는 식물의 광합성속도를 저하시킨다. 특히 온실이나 인공기상실에서의 실험과 같이 가시광선량이 비교적 적은 경우에는 광합성 저하가 현저하게 나타난다. 또한 일부식물에서 UV-B에 의한 광합성속도의 저하는 전자전달의 활성저하와 관련 있는 것으로 알려져 있으며, 광화학계 I에 비해 광화학계 II가 UV-B의 장애를 받기 쉬운 것으로 보고되어 있다(Tevini and Iwanzik, 1983). UV-B는 C_3 식물의 탄소고정계 주요 효소인 ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase(Rubisco)의 활성을 저하시킨다(Kulandivelu et al., 1992). Rubisco 활성 저하는 polypeptide subunit 합성의 mRNA 전사장애(mRNA량이 적어져 단백질 합성의 전사부분이 적어짐)를 일으키는 것으로 밝혀졌다(Jordan et al., 1992). 이와 같이 UV-B에 의

한 광합성의 영향은 광화학계 II와 CO_2 고정 효소가 표적일 가능성이 높다.

UV-B에 의한 광합성속도 저하는 엽록체의 장애뿐만 아니라 기공 폐쇄에 의한 영향일 수도 있다. 일부 식물에 있어서 기공 개폐를 나타내는 stomatal conductance가 UV-B에 의해 저하한다. 그러나 UV-B에 의해 광합성속도와 잎의 증산속도가 일치해서 저하한다는 보고도 있지만 UV-B에 의한 영향이 없다는 보고도 있어서 UV-B에 의한 기공 개폐의 영향은 아직 확실하지 않다(Cooley et al., 2000).

UV-B 증가는 식물의 개화 시기뿐만 아니라 개화 일수에도 영향을 미친다. 개화시기의 차이는 화분 활력에 있어 중요한 요소이다. 화분이나 배주 같은 생식기관들은 태양 UV-B로부터 잘 보호되어 있다. 예를 들어 약벽은 98% 이상의 태양 UV-B를 흡수할 수 있으며, 화분벽은 수분 기간동안 UV-흡수물질을 함유한다(Flint and Caldwell, 1984). 그러나 화분이 주두에 옮겨진 후 태양 UV-B에 감수성을 보일 가능성이 있으며 발아시기의 화분도 UV-B에 대해서 감수성일 수 있다. 그러나 아직 UV-B 증가와 개화와의 관계는 명확하지 않다.

UV-B 증가로 인한 식물의 2차 대사산물 생성 변화로 생태계의 변화를 초래할 수 있다. 예를 들어 flavonoid나 이와 관련된 phenol 물질들이 UV-B에 의해 증가한다(Beggs et al., 1986; Kim et al., 1996a; Li et al., 2000). UV-B에 대한 이들 물질의 증가는 단지 생화학적 방어물질(UV-B를 흡수하여 다른 기관을 보호함)로서 뿐만 아니라 생태학적 중요한 의미를 가진다. 식물에 있어서 이러한 물질들은 곤충이나 초식동물의 공격으로부터 식물을 보호하여 줄뿐만 아니라, 여러 병원균의 침입을 막아 주는 중요한 물질이기도 하다. 예를 들어 UV-B 조사에 의해서 식물 조직의 furanocoumarin 함량이 증가되며, 이 물질은 일부 곤충의 유충발육을 억제하는 것으로 알려져 있다(McCloud and Berenbaum, 1994). 또한 몇몇 콩과식물과 구과식물에서는 UV-B 조사에 의해 phytoalexin이 합성되는데, 어떤 phytoalexin은 인간이나 동물에 독성을 나타내기도 한다. 예를 들어 콩과식물에 있어서 UV-B에 의한 coumestrol의 유도가 보고되어 있다(Beggs et al., 1985).

Lignin과 같이 식물의 구조 물질로서 식물형성에 크

게 관여하는 2차 대사산물 역시 flavonoid와 phenol 물질과 깊은 관계가 있다. 만약 UV-B에 의해 식물조직내의 cellulose에 대한 lignin의 비율이 변한다면 식물체의 분해율도 바뀔 것이며, 물질 순환의 차원에서 생태학적으로 중요한 의미를 가지게 될 것이다(Zepp et al., 1995).

생태계의 측면으로 볼 때 숲 속이나 초원 등은 UV-B 증가에 의해 어떤 식물종이 감소하여도 전체적인 식물 총생산성에는 크게 영향을 받지 않을 것으로 예상된다. 식물의 종에 따라서 UV-B에 대한 반응성이 다르기 때문에 한 종의 감소는 내성을 지닌 다른 종의 증가를 유도할 수 있다. 따라서 종의 구성형태는 변할지라도 전체적인 시스템에서의 생산성은 거의 같게 된다. 그러나 종 구성상 변화는 생태계에 있어서 연쇄적인 변화를 초래할 수 있으며, 또 다른 기작을 통하여 식물의 형태를 변화시킬 수 있다.

3. 자외선에 대한 식물의 방어기구

UV-B에 대한 식물의 반응은 종간 뿐만 아니라 품종간에도 다르게 나타나며 이런 차이는 식물의 방어능력에 크게 의존한다. 식물은 여러 가지 환경요인에 적응할 수 있도록 진화되어 왔으며, 자외선에 대한 방어 기능 또한 발달되어 온 것으로 사료된다. 예를 들어 잎 두께의 증가, UV-흡수물질의 생합성 촉진, 광 회복 기능, 산화억제 작용 등의 형태학적 적응 또는 생화학적 방어 반응을 통하여 UV-B에 의한 피해를 극소화한다.

자외선이 생체물질에 의해 흡수되면 그 하부조직에도달하는 자외선량은 감소한다. 생물에는 자외선 흡수 물질이 많이 존재하며 그 일부는 자외선 방어에 관련되어 있는 것으로 간주된다. 특히 육상식물의 표피에는 flavonoid가 다량 함유되어 있다(Beggs et al., 1986). Flavonoid는 주로 표피세포의 액포내에 축적되어 있으며, 광합성에 유효한 광선은 거의 흡수하지 않고 자외선 영역만 흡수한다. 따라서 광합성에 미치는 영향은 거의 없으며 자외선을 흡수하여 엽육세포를 자외선으로부터 보호하는 역할을 한다. 일반적으로 자외선량이 많은 고지대의 식물은 저지대의 동일 종에 비해 flavonoid계 물질의 함량이 더 높은 것으로 알려져 있다. UV-B 조사에 의해 여러 식물 종에서 flavonoid 함량의 증가를 보였으며 자외선에 대한 내성과 flavo-

noid 함유량은 깊은 상관 관계가 있는 것으로 나타난다(Kim et al., 1996a; Li et al., 2000). Flavonoid의 자외선 방어작용에 대해서는 flavonoid의 생합성 능력을 갖고 있지 않는 옥수수 계통을 이용한 실험에 의해서 확인되었으며, UV-B 처리에 의해 flavonoid 생합성 관련효소의 활성이 유도되고 또 그 효소활성의 유도는 전사레벨에서 조절되는 것으로 알려져 있다(Schmelzer et al., 1989).

UV-B의 장애를 줄이기 위한 하나의 수단은 잎 내부 조직 중 UV-B에 감수성이 높은 기관에 UV-B의 도달량을 줄이는 것이다. 일부 식물 종에서는 UV-B 조사에 의해 잎 표면의 광택화를 보인다. 이것은 잎 표면의 cuticle층을 구성하는 왁스성 물질이 증가하기 때문이다(Gordon et al., 1998). 왁스 그 자체는 UV-B를 흡수하지 않지만, UV-B를 반사시키는 작용을 하기 때문에 왁스성 물질의 생성은 UV-B에 대한 하나의 방어반응으로 추측된다.

UV-B 처리에 의해 많은 식물 종에서 잎 두께가 증가하는 현상을 보인다(Kim et al., 1996a; Phoenix et al., 2001). 잎 두께의 증가는 UV-B의 표적이 될 수 있는 식물기관에 UV-B의 도달량을 줄일 수 있으며 잎 두께 증가에 비례한 표피세포내의 UV-흡수물질의 증가로 표적기관의 피해를 경감시킬 수 있다.

UV-B 조사에 의해 일부 식물 종에서 활성산소가 생성되고 그 독성에 의해 생육 및 생체대사기능의 장애를 보인다(Kim et al., 1996b; Mackerness et al., 2001). 그러나 일부 식물은 UV-B 조사에 의해 ascorbic acid, glutathione, polyamine 등과 같은 항산화물질의 증가와, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, glutathione reductase 등의 항산화효소의 활성화를 보인다(Kim et al., 1996b). 이는 UV-B 증가에 의한 활성산소생성과 그로 인한 산화피해를 막기 위한 식물의 생화학적 방어반응으로 간주된다.

UV-B는 DNA에 직접적인 손상을 입힌다. 생물에는 손상된 유전자 부위를 절단하여 회복하는 기능을 가지고 있다. 회복기능에 대해서는 주로 대장균에서 연구되어져 왔으나 식물에도 같은 형태의 회복계가 존재한다. 유전자 손상의 회복은 어두운 곳보다 밝은 곳이 회복속도가 빠르므로 회복에 관여하는 효소 중에서 광회복 효소(photolyase)가 주목되고 있다. 이 효소가 활성화되기 위해서는 UV-A로부터 청색영역의 가시광선이 필

요한데 UV-B에 의한 피해가 UV-A와 가시광선에 의해 경감되는 이유 중의 하나일 것으로 사료된다.

UV-B 조사에 의해 일부 식물 종에서 에틸렌 생성이 촉진된다. 에틸렌은 각종 환경 스트레스, 병원균 감염, 대기오염물질 등에 의해서도 유도되며 UV-B에 의해 생성된 에틸렌은 flavonoid 등 2차 대사산물의 생성을 촉진시키는 것으로 알려져 있다(Predieri et al., 1993).

4. UV-B와 환경요인과의 관계

UV-B가 식물에 미치는 영향은 여러 생육환경 요인에 의해 경감되기도 하며 증폭되기도 한다. UV-B에 의한 식물의 피해 정도는 UV-A 및 가시광선량에 의해 크게 좌우되며 특히 UV-B량에 대한 400~700 nm의 광합성 유효 방사량(photosynthetically active radiation, PAR)의 비율이 중요하다. PAR량이 많을수록 UV-B에 의한 피해는 경감되는데, 이는 PAR에 의해 유도되는 광회복 프로세스에 의한 것으로 추측된다. 예를 들어 photolyase는 UV-B에 의해 생성된 pyrimidine dimers를 monomer로 수복하는 기능이 있으며, 이 효소의 활성증가가 가시광선에 의해 유도되는 것이 증명되었다(Britt, 1999).

자연상태에서 생육하고 있는 식물이 가장 보편적으로 받는 스트레스는 수분 부족이다. 일반적으로 건조상태 하에서 식물은 UV-B에 대한 저항성이 증가한다(Sullivan and Teramura, 1990). 건조 스트레스로 인해 유도되는 flavonoid계 색소의 생합성 촉진과 항산화물질의 함량 증가 및 항산화효소의 활성화 등에 의해 UV-B의 피해가 경감되는 것으로 추측된다. 그러나 대두를 이용한 6년간의 실험 결과에 의하면 UV-B가 증가하면 수분스트레스에 대해 보다 감수성을 나타내는 경우도 있는데 이는 UV-B에 의해 기공의 변화가 초래되었기 때문인 것으로 추측된다(Murali and Teramura, 1986).

지구환경변화로써 오존층 파괴에 의한 UV-B 증가와 함께 지구온난화에 의한 기온 상승이 예상되고 있다. 해바라기, 콩, 귀리를 이용하여 28°C와 32°C의 두 온도 조건하에서 UV-B 피해 정도를 조사한 결과 28°C에서 나타난 건물중 감소는 32°C에서는 나타나지 않았다(Mark, 1992). 이는 고온상태에서는 UV-B 피해를 경감시키는 효과가 있으며, 낮은 온도에서는 UV-B

피해의 회복에 관여하는 대사기구의 효소활성이 낮아졌기 때문인 것으로 추측된다.

일반적으로 영양 성분이 충분할수록 UV-B의 피해는 크게 나타난다. 질소비료 공급에 의해 해바라기와 콩에서 UV-B에 의한 성장 감소가 증가되었으며, 인산비료가 부족한 토양에서 UV-B 증가는 대두의 생육이나 수량에 큰 영향을 미치지 않았다(Tevini, 1994). 인산 부족에 의해 잎 조직에 flavonoid가 다량 축적되었기 때문에 UV-B의 피해가 경감된 것으로 보고 되어 있다. 그러나 현재까지의 양분과 UV-B와의 상호작용 정보는 소규모 실내 실험에서 얻어진 결과이며 자연상태에서도 이와 같은 결과가 적용될 수 있을지는 의문이다.

대기중의 CO₂ 농도가 21세기 중반에는 현재의 360 ppm에서 700 ppm으로 증가될 것으로 예상되고 있다. 그러나 CO₂와 UV-B의 복합적인 영향에 관한 보고는 거의 없다. 보리, 벼, 콩을 이용한 실험에서 CO₂ 증가는 개체중과 종자수량의 증가를 보였으나, UV-B와의 복합처리에서는 콩에서만 개체중과 종자수량의 증가가 유지되었고, 보리와 벼에서는 증가하지 않았다(Teramura et al., 1990). 따라서 CO₂와 UV-B의 복합영향은 종 특이성이 있으며 UV-B가 CO₂ 증가에 의한 광합성과 수량 증가를 억제하는 것으로 나타났다.

성충권의 오존은 감소 추세에 있으나 대류권의 오존은 증가되고 있다. 특히 대도시 근교에서는 각종 발생원으로부터 대량으로 배출된 질소산화물과 탄화수소 등이 광화학 작용에 의해 광화학 옥시던트(주성분은 오존)를 발생시킨다. 오존 처리용 open top chamber에서 콩을 이용한 UV-B와의 복합처리 결과, 오존 단독 처리시에는 대두의 생육장해를 나타내었으나, UV-B의 단독 처리시에는 아무런 영향을 나타내지 않았으며, 복합처리에서도 오존처리에 의한 성장장해와 엽록소 감소 등의 악영향은 증가되지도 경감되지도 않았다(Booker et al., 1992). 즉 오존과 UV-B는 복합해도 상호효과가 없는 것으로 나타났다.

UV-B는 병원균 자체의 발육을 저해하므로 UV-B 증가에 의해서 병원균이나 해충의 공격에 대한 식물의 감수성이 바뀔 수 있으며 그 정도는 식물의 종, 품종, 연령 및 UV-B의 처리시기에 따라 크게 달라진다. 예를 들어 어떤 질병은 UV-B 증가에 의해 피해가 경감되며 어떤 질병은 피해가 증가된다. 전자의 예로서 탄

오존층 파괴에 의한 자외선 증가가 식물에 미치는 영향

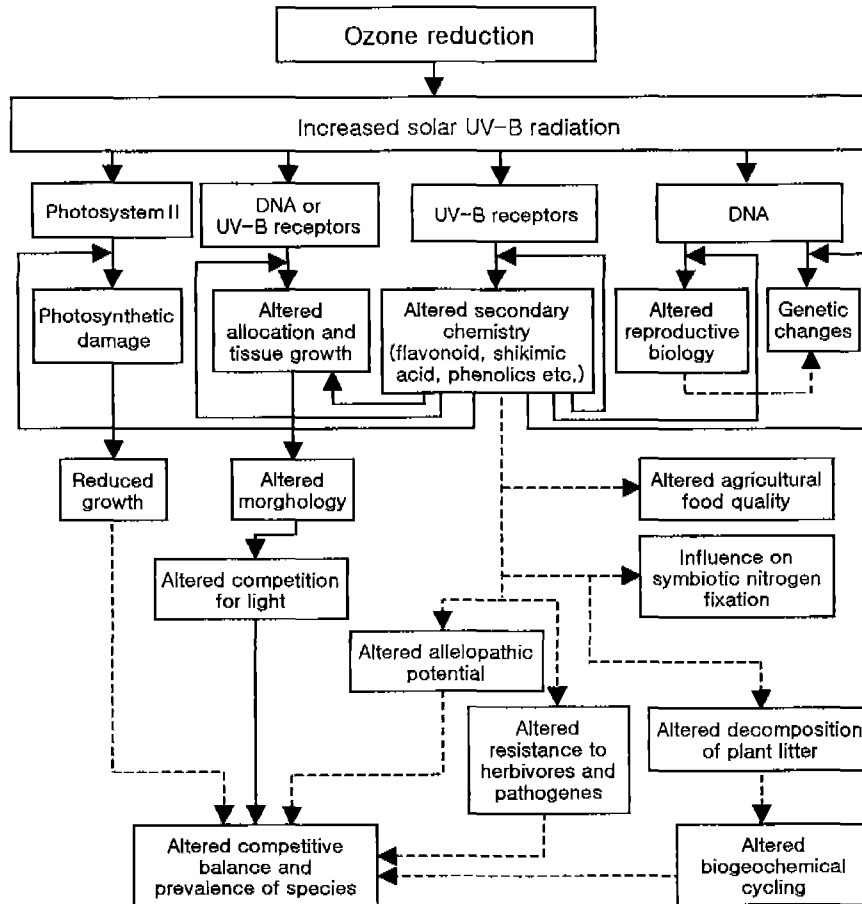


Fig. 4. Potential consequences of ozone column decrease and corresponding increase in solar UV-B irradiation for higher plants at different levels of integration from molecular photochemistry to ecosystems. Experimental evidence for interactions is indicated by solid lines; dashes lines are for interactions where no direct experimental evidence is yet available.

저병에 저항성을 가진 오이(Poinsette)에 UV-B를 조사했을 경우, 탄저병인 *Colletotrichum laginarium*의 균사체가 부분적으로 장애를 받았으며 포자의 발아가 현저히 감소하는 것이 밝혀졌다(Orth et al., 1990). 후자의 예로서는 *Cercospora beticola*균을 접종시킨 사탕무우에 UV-B를 조사하였을 때 더 극심한 엽록소 함량의 감소와 생육저해 현상을 보였다(Panagopoulos et al., 1992). 병원균의 침입시기도 중요하다. 오이를 이용해 탄저병인 *Colletotrichum laginarium*과 흑성병인 *Cladosporium cucumerinum*을 UV-B 조사 전과 후에 접종한 결과, 병원 접종 전에 UV-B를 조사한 것에서 피해가 컸으며, 병원 접종 후에 UV-B를 조사한 것에서는 피해가 크지 않았다(Orth et al., 1990).

즉 UV-B는 병원균 자체의 발육에 영향을 미칠 수 있으며 또한 식물에 있어서 병에 대한 방어기구의 어떤 부분이 UV-B 조사에 의해 영향을 받았을 것으로 간주되는데 UV-B 처리가 cuticle이나 표피 등에 악영향을 주어 병원균의 침투가 용이하게 되었을 가능성이 있다.

결론

UV-B 증가는 많은 식물 종에 악영향을 미치며 그 피해 정도는 식물의 종·품종뿐만 아니라 생육 환경조건 등에 크게 의존한다. Fig. 4는 오존층 파괴에 의한 자외선 증가가 식물에 미치는 영향을 분자 수준에서

생태계에 이르기까지의 영향을 개략적으로 나타내고 있다. UV-B가 식물에 미치는 일반적인 영향은 DNA, 단백질, 호르몬, 지질, 색소 등의 생체물질에 흡수되어 직접적인 장애 또는 여러 가지 생리·생화학적 대사기구의 변화를 초래하여 잎의 가시장애, 엽면적 감소, 광합성 억제, 산화 장애, 고사 등을 일으켜 결과적으로 식물 생태계의 변화와 농작물의 품질 저하 및 안정된 식량 확보에 위협이 되고 있다. 그러나 식물은 잎 두께의 증가, UV-흡수물질의 생합성 촉진, 광 회복 작용, 산화억제 작용 등의 방어 반응을 통하여 UV-B의 피해를 극소화시키려 한다. 오존층 파괴로 예상되는 UV-B 증가는 식물생태계의 총생산량에 큰 영향을 미치지 않을 것으로 예상되어진다. 그러나 UV-B 증가에 대한 식물의 성장반응의 차이는 식물 종간의 경쟁 관계에 영향을 주며 다른 환경 요인과 결부되어 지구 규모의 생태계 조성에 심각한 변화를 일으킬 가능성이 있다.

UV-B의 식물에 미치는 영향에 대하여 많은 연구가 보고되어 있다. 그러나 지금까지 보고된 대부분의 실험은 인공기상실이나 온실내에서 행하여졌으며 이러한 조건은 일반적으로 자연상태와는 상당한 차이가 있다. 예를 들어 UV-B/UV-A/PAR의 비율이 자연상태와는 큰 차이를 나타낸다. 앞에서 언급한 것처럼 UV-B에 대한 UV-A와 PAR의 비율이 낮으면 UV-B에 대한 식물의 감수성은 증폭되어 나타난다. 게다가 다른 작용요소들 즉 기온, 수분, 영양 상태 등도 야외상태와 다르기 때문에 UV-B에 대한 식물의 반응이 다르게 나타날 수 있다. 그렇기 때문에 인공기상실이나 온실에서 실험 결과만으로 실제 자연 환경 하에서 오존층 파괴로 인한 자외선 증가가 식물에 미칠 영향을 평가한다는 것은 어려운 것으로 사료된다. 또한 현재까지의 UV-B에 대한 연구는 일부 주요 농작물을 중심으로 행해져 왔으며 비농경지 식물 또는 초원이나 수목에 대한 정보는 아직 미흡한 상태이며 장차 연구되어야 할 것으로 사료된다.

결론적으로 지구규모의 환경변화로써 자외선 증가에 의한 식물 개체 및 생태계의 변화를 예측하기 위해서는 다양한 식물을 대상으로 대규모 야외 실험이 수반되어야 할 필요성이 있으며 UV-B의 피해 메커니즘이나 방어기구에 관한 연구를 추진함으로써 장래 고 UV-B환경 하에서의 식물의 적응 방법과 식물 생태계의 변천을 해명할 수 있을 것으로 사료된다.

Literature cited

1. Beggs, C.J., U. Schneider-Ziebert and E. Wellmann. 1986. UV-B radiation and adaptive mechanisms in plants, In Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life. NATO ASI Series G: Ecological sciences (Worrest, R.C. and M.M. Caldwell eds.), Vol. 8, pp. 234-250, Springer-Verlag, Berlin.
2. Beggs, C.J., A. Stolzer-Jehle and E. Wellmann. 1985. Isoflavonoid formation as an indicator of UV-B stress in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) leaves. The significance of photorepair in assessing potential damage by increased solar UV-B radiation. *Plant Physiol.* 79:630-634.
3. Biggs, R.H. and S.V. Kossuth. 1978. Effects of ultraviolet-B radiation enhancement under field conditions on potatoes, tomatoes, corn, rice, southern peas, peanuts, squash, mustard and radish. In UV-B biological and climatic effects research (BACER). Final Report, U.S. EPA, Washington, D.C..
4. Booker, F.L., J.E. Miller and E.L. Fiscus. 1992. Effect of ozone and UV-B radiation on pigments, biomass and peroxidase activity in soybean. In Tropospheric ozone and the environment. II. Effects, Modeling and control TR-20 (Berglund, R.L. ed.). Air and Water Association. pp. 489-503, Pittsburgh, U.S.A..
5. Britt, A.. 1999. Molecular genetics of DNA repair in higher plants. *Trends in Plant* 4(1):20-25.
6. Caldwell, M.M.. 1971. Solar UV radiation and the growth and development of higher plants. In *Photophysiology* (Giese, A.C. ed.), Vol. 6, pp. 131-177, Academic Press, N.Y..
7. Cooley, N.M., M.G. Holmes and T.H. Attridge. 1999. Growth and stomatal responses of temperate meadow species to enhanced levels of UV-A and UV-B+A radiation in the natural environment. *J. Photochem. and Photobiol. B: Biol.* 57(2):179-185.
8. Flint, S.D. and M.M. Caldwell. 1984. Partial inhibition of in vitro pollen germination by simulated solar ultraviolet-B radiation. *Ecology.* 65:792-795.
9. Gordon, D.C., K.E. Percy and R.T. Riding. 1998. Effect of enhanced UV-B radiation on adaxial leaf surface micromorphology and epicuticular wax biosynthesis of sugar maple. *Chemosphere.* 36(4):853-858.
10. Grossweiner, L.I. and K.C. Smith. 1989. Photochemistry. In *The science of phytobiology* (Smith, K.C. ed.), pp. 187-218, Plenum Press, N.Y.
11. Hammers, H.J., H. Kirchner and P. Schlenke. 2000. Ultraviolet-induced detection of halogenated pyrimidines: Simultaneous analysis of DNA replication and cellular markers. *Cytometry* 40(4):327-335.
12. Jordan, B.R., J. He, W.S. Chow and J.H. Anderson. 1992. Changes in mRNA levels and polypeptide sub-

- units of Rubisco, 1,5-bisphosphate carboxylase in response to supplemental ultraviolet-B radiation. *Plant Cell Environ.* 15:91-98.
13. Kim, H.Y. 1996. Effects of UV-B radiation on carotenoids, polyamines and lipid peroxidation in rice (*Oryza sativa* L.) leaves. *J. Kor. Environ. Sci.* 5(5): 635-642 (in Korean).
 14. Kim, H.Y., K. Kobayashi, I. Nouchi and T. Yoneyama. 1996a. Effects of UV-B radiation on growth, $\delta^{13}\text{C}$ values and pigments of three rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Environ. Sci.* 9(1):45-53.
 15. Kim, H.Y., K. Kobayashi, I. Nouchi and T. Yoneyama. 1996b. Differential influences of UV-B radiation on antioxidants and related enzymes between rice (*Oryza sativa* L.) and Cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. *Environ. Sci.* 9(1):55-63.
 16. Kulandavelu, G., N. Nedunchezian and K. Annamalanathan. 1992. Ultraviolet-B (280-320 nm) radiation induced changes in photochemical activities and polypeptide components of C_3 and C_4 chloroplasts. *Photosynthetica* 25:333-339.
 17. Li, Y., Y. Zu, H. Chen, J. Chen, J. Yang and Z. Hu. 2000. Intraspecific differences in physiological response of 20 wheat cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation under field conditions. *Environ. Experi. Bot.* 44(2):95-103.
 18. Mackerness, S.A.H., C.F. John, B. Jordan and B. Thomas. 2001. Early signaling components in ultraviolet-B responses: distinct roles for different reactive oxygen species and nitric oxide. *FEBS Letters* 489(2):237-242.
 19. Mark, U.. 1992. On the effect of increased artificial and solar UV-B radiation in combination with increased temperature and carbon dioxide concentration of growth and gas exchange of selected crop plants. *Karlr. Beitr. Entw. Ökophysiol.* 11:1-220.
 20. McCloud, E.S. and M.R. Berenbaum. 1994. Stratospheric ozone depletion and plant insect interactions: Effects of UV-B radiation on foliage quality of *Citrus jambhiri* for *Trichoplusiani*. *J. Chem. Ecol.* 20:525-539.
 21. Murali, N.S. and A.H. Teramura. 1986. Effectiveness of UV-B radiation on the growth and physiology of field-grown soybean modified by water stress. *Photochem. Photobiol.* 44:215-219.
 22. Orth, A.B., A.H. Teramura and H.D. Sisler. 1990. Effects of ultraviolet-B radiation on fungal disease development in *Cucumis sativus*. *Am. J. Bot.* 77:1188-1192.
 23. Panagopoulos, I., J.F. Bormman and L.O. Björn. 1992. Response of sugar beet plants to ultraviolet-B (280-320 nm) radiation and Cercospora Leaf Spot Disease. *Physiol. Plant.* 84:140-145.
 24. Phoenix, G.K., J.D. Gwynn, T.V. Callaghan, D. Sleep and J.A. Lee. 2001. Effects of global change on a sub-arctic heath: Effects of enhanced UV-B radiation and increased summer precipitation. *J. Ecol.* 89(2):256-267.
 25. Predieri, S., D.T. Krizek, C.Y. Wang, R.M. Mirecki and R.H. Zimmerman. 1993. Influence of UV-B radiation on developmental changes, ethylene, CO_2 flux and polyamines in cv. Doyenne pear shoots grown in vitro. *Physiol. Plant.* 87:109-117.
 26. Reubsæet, J., H. Beijnen, A. Bult, R. Marchal and W.J.M. Underberg. 1998. Analytical techniques used to study the degradation of proteins and peptides: chemical instability. *J. Pharma. Biomed. Anal.* 17(6): 955-978.
 27. Ros, J. 1990. Zur Wirkung von UV-Strahlung auf das Streckungswachstum von Sonnenblumenkeimlingen (*Helianthus annuus* L.). *Karlsru. Beitr. Entw. Ökophysiol.* 8:1-157.
 28. Schmelzer, E., W. Jahnen and K. Halbrock. 1989. *In situ* localization of light-induced chalcone synthase mRNA, chalcone synthase and flavonoid end products in epidermal cells of parsley leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85:2989-2993.
 29. Sullivan, J.H. and A.H. Teramura. 1990. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in soybean. *Plant Physiol.* 92:141-146.
 30. Teramura, A.H., J.H. Sullivan and J. Lydon. 1990. Effects of UV-B radiation on soybean yield and seed quality: A six-year field study. *Physiol. Plant.* 80:5-11.
 31. Tevini, M. 1994. Physiological changes in plants related to UV-B radiation. In *Stratospheric ozone depletion/UV-B radiation in the biosphere*. NATO ASI Series G: Ecological Sciences (Biggs, R.H. and M.E.B. Joyner eds.), Vol. 8, pp. 251, Springer-Verlag, Berlin.
 32. Tevini, M. and W. Iwanzik. 1983. Inhibition of photosynthetic activity in radish seedlings. *Physiol. Plant.* 58:395-400.
 33. Vega M. and R. Pizarro. 2000. Oxidative stress and defence mechanisms of the freshwater cladoceran *Daphnia longispina* exposed to UV radiation. *J. Photochem. Photobiol. B: Bio.* 54(2):121-125.
 34. Zepp, R.G., T.V. Callaghan and D.J. Erickson. 1995. Effects of increased solar ultraviolet radiation on biogeochemical cycles. *Ambio* 24:181-187.

김학운 · 조문수

오존층 파괴에 의한 자외선 증가가 식물에 미치는 영향

김학운 · 조문수*¹

대구광역시 북구 산격동 1370번지 경북대학교 농업과학기술연구소

*¹경북 경산시 진량읍 내리리 15번지 대구대학교 자연자원대학 원예학과

적 요

오존층 파괴에 의해 지표면에 도달하는 자외선, 특히 UV-B(ultraviolet-B radiation, 280~320 nm)의 방사량이 증가하고 있다. UV-B는 유전자의 직접적인 손상, 호르몬 분해, 광합성 억제 등 생리·생화학적 대사 기구에 영향을 미쳐 육상 생태계와 안정된 식량 확보에 큰 위협이 되고 있다. 그러나 식물은 UV-B에 대한 방어 기능을 갖고 있으며 형태적 적응, 광 회복 기능, UV-흡수물질의 생합성 촉진 등을 통해 UV-B로부터 생체를 보호한다.

주제어 : UV-B, UV-B 작용기작, 방어기작